

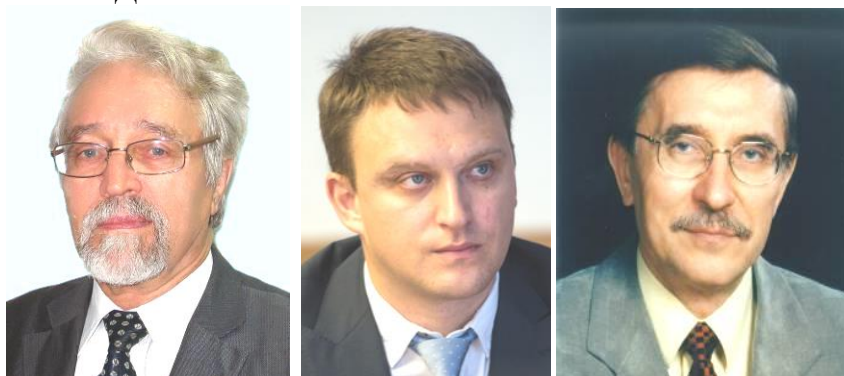
УДК 581.5

В.А. Усольцев^{1,2}, К.С. Субботин¹, В.П. Часовских¹

¹Уральский государственный лесотехнический университет,

²Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

ИЗМЕНЕНИЕ УДЕЛЬНОЙ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ СОСНОВЫХ НАСАЖДЕНИЙ ПО ТРАНСКОНТИНЕНТАЛЬНЫМ КЛИМАТИЧЕСКИМ ГРАДИЕНТАМ ЕВРАЗИИ



Оценка биологической продуктивности лесов – одна из наиболее приоритетных задач лесной экологии. В ходе реализации Международной биологической программы (МБП) в 1960-е гг., выполняемой под девизом «Биологические основы продуктивности и благосостояние человечества», было заложено большое количество пробных площадей с определениями на них не только фитомассы, но и чистой первичной продукции (ЧПП) – количества фитомассы, произведенной насаждением на единице площади в единицу времени. Третьей составляющей понятия биологической продуктивности насаждений – удельной чистой первичной продукции (УдЧПП) как отношению ЧПП к величине фитомассы, выражаемому в относительных единицах или в процентах, начали уделять внимание лишь в последние годы (Гульбе и др., 2010).

Для анализа климатически обусловленной географии лесных экосистем Евразии на примере двухвойных сосен (подрод *Pinus*) нами сформирована база данных о их фитомассе (т/га) из 3020 определений на пробных площадях, в том числе 2125 – в естественных насаждениях и 895 – в культурах. Распределение пробных площадей с определениями фитомассы сосняков на физической карте Евразии показано на рис. 1, а по древесным видам и странам – в табл. 1. База данных о годичной ЧПП и фитомассе сосняков (т/га) включает в себя 920 определений на пробных площадях, в том числе 690 – в естественных насаждениях и 230 – в культурах.

Фактические значения фитомассы 3020 сосновых насаждений мы соотнесли с пятью зональными поясами (субарктический, северный умеренный, южный умеренный, субтропический и субэкваториальный), закодированными порядковыми номерами 1, 2, 3, 4 и 5 (рис. 2), а также с индексами континентальности территории Евразии по С.П. Хромову (рис. 3), путем нанесения координат каждой пробной площади на упомянутые карты-схемы.

Далее использована техника многофакторного регрессионного анализа по двум блокам связанных (рекурсивных) уравнений: блок двух массообразующих показателей N и M и блок фитомассы Pi (стрелкой показана последовательность расчетов)

$$N=f(A, Zon, ICKh) \rightarrow M=f(A, N, Zon, ICKh) \rightarrow Pi=f(A, N, M, Zon, ICKh). \quad (1)$$



Рис. 1. Распределение пробных площадей с измерениями фитомассы и годичной ЧПП (т/га) 3020 сосновых насаждений (подрод *Pinus*) на территории Евразии.

Таблица 1

Распределение количества пробных площадей с определениями фитомассы и ЧПП сосны (т/га) по видам и странам

Вид	Систематическое название	Страна	Количество пробных площадей
Сосна обыкновенная	<i>P. sylvestris</i> L.	Россия, Казахстан, Белоруссия, Украина, Финляндия, Швеция, Швейцария, Англия, Чехия, Словакия, Болгария, Китай, Германия, Бельгия, Венгрия, Испания, Литва, Норвегия, Польша, Эстония	2580
С. китайская	<i>P. tabulaeformis</i> Carr.	Китай	165
С. Массона	<i>P. massoniana</i> Lamb.	Китай	65
С. тайваньская	<i>P. taiwanensis</i> Hayata	Китай	55
С. юннаньская	<i>P. yunnanensis</i> Franchet	Китай	46
С. австрийская	<i>P. nigra</i> Arn.	Англия, Венгрия, Франция, Германия, Нидерланды	33
С. густоцветная	<i>P. densiflora</i> S. et Z.	Япония	23
С. приморская	<i>Pinus pinaster</i> Aiton	Россия, Франция, Италия	11
С. пицундская	<i>Pinus pityusa</i> Steven	Россия	10
С. Тунберга	<i>P. thunbergii</i> Parl.	Япония	10

Продолжение таблицы 1

Вид	Систематическое название	Страна	Количество пробных площадей
<i>С. ладанная</i>	<i>Pinus taeda</i> L.	Япония	9
<i>С. Эллиота</i>	<i>Pinus elliottii</i> Engelm.	Япония	7
С. Сосновского	<i>P. sosnowskyi</i> Nakai	Грузия	3
С. алеппская	<i>P. halepensis</i> Mill.	Ирак	1
С. крымская, или Палласова	(<i>P. Pallasiana</i> Lamb.)	Россия	1
С. итальянская	<i>Pinus pinea</i> L.	Франция	1
Итого			3020

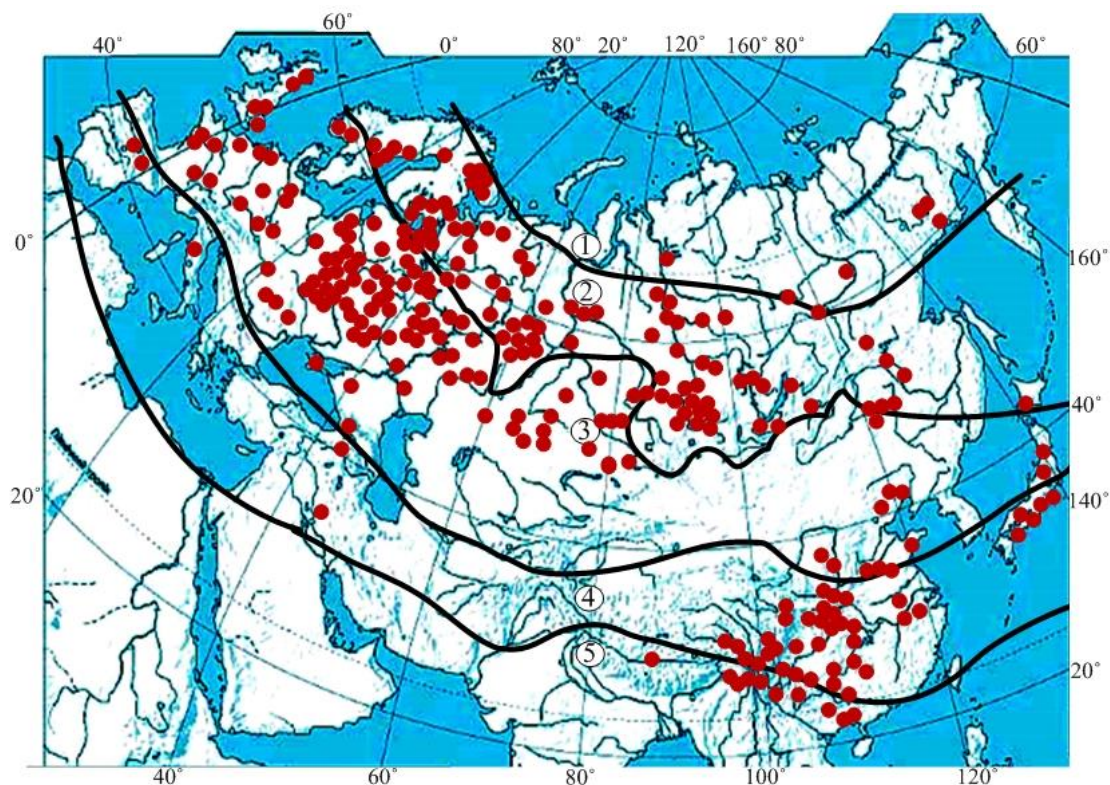


Рис. 2. Распределение пробных площадей, на которых определена фитомасса насаждений сосны (т/га), по зональным поясам: 1 – субарктический, 2 – северный умеренный, 3 – южный умеренный, 4 – субтропический, 5 – субэкваториальный (Алисов, Полтараус, 1974).

Рекурсивная система уравнений (1) представлена в виде своеобразной «цепочки», в которой последнее уравнение – основное, а предшествующие – вспомогательные. В уравнениях (1): N – число стволов, тыс. экз/га; A – возраст древостоя, лет; M – запас стволовой древесины, m^3 /га; P_i – фитомасса в абсолютно сухом состоянии стволов с корой, скелета ветвей, хвои, корней, надземная, общая и нижнего яруса растительности, в который включены, живой напочвенный покров, подлесок и подрост (соответственно P_S , P_B , P_F , P_R , P_A , P_T и P_U), т/га; Zon – номер зонального пояса: 1, 2, 3, 4 и 5, соответственно субарктический, северный умеренный, южный умеренный, субтропический и субэкваториальный; $ICKh$ – индекс континентальности климата по С.П. Хромову, %.

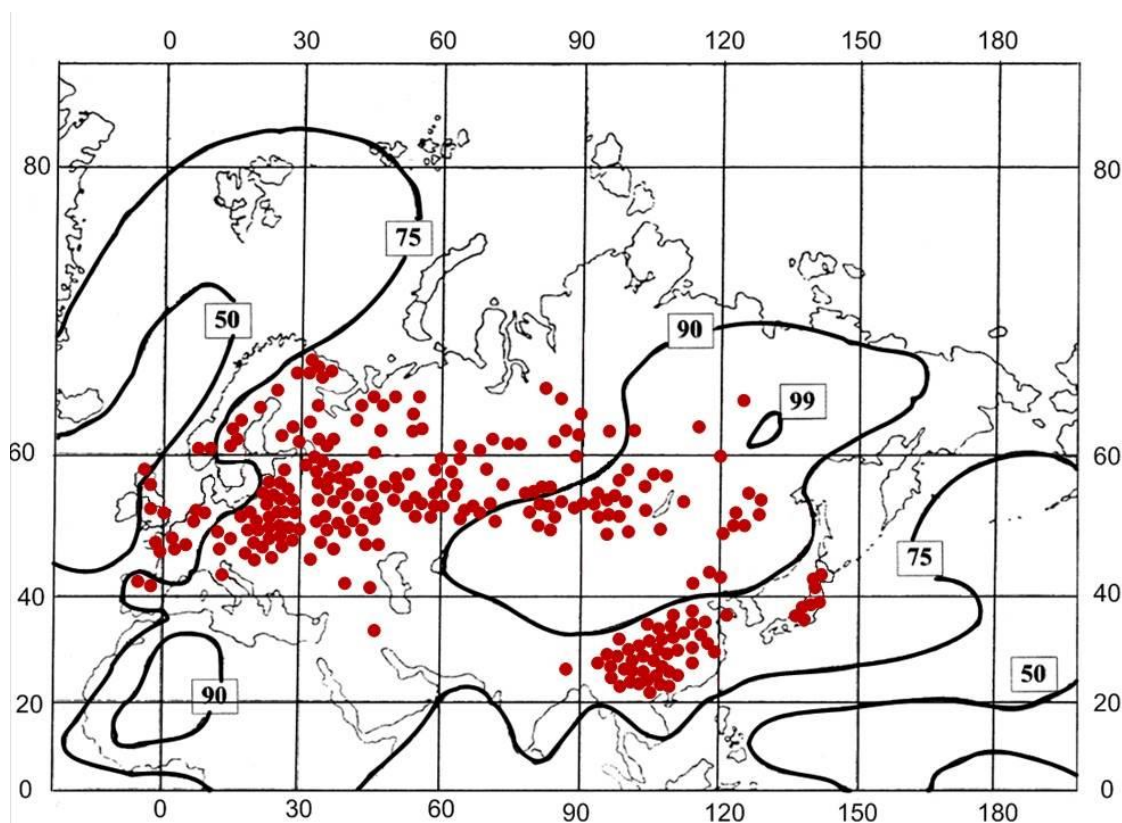


Рис. 3. Карта-схема изолиний континентальности климата Евразии (Хромов, 1957) с нанесенным положением пробных площадей, на которых выполнено определение фитомассы сосновых насаждений (т/га).

Поскольку в уравнение (1) в качестве одной из независимых переменных включена густота древостоя, естественные насаждения и культуры, различающиеся в основном густотой, не подразделены, и расчет уравнений (1) выполнен для обобщенного массива фактических данных. В показатели P_A и P_T вошла только фитомасса древостоя, без нижнего яруса. Для последнего уравнение (1) рассчитано отдельно. Характеристика полученных уравнений приведена в табл. 2. В уравнениях здесь и далее показаны лишь переменные, значимые на уровне $P_{0.05}$ и выше. Уравнения (1) протабулированы в последовательности, показанной стрелками, по задаваемым значениям возраста в диапазоне от 20 до 200 лет.

Таблица 2

Характеристика уравнений (1) для сосновых насаждений Евразии

Зависимые переменные	Константы и независимые переменные					
	a_0	$a_1 (\ln A)$	$a_2 (\ln A)^2$	$a_3 (\ln N)$	$a_4 (\ln N)^2$	$a_5 (\ln M)$
$\ln (N)$	2,3672	-1,1322	-	-	-	-
$\ln (M)$	-3,0366	3,6842	-0,3926	-0,0652	-	-
$\ln (P_S)$	0,9487	0,2182	-0,0153	0,0150	-	0,9335
$\ln (P_B)$	5,7294	-0,8188	0,0827	-0,0560	-0,0208	0,6120
$\ln (P_F)$	1,1499	-0,9942	0,0882	0,0414	-	0,8579
$\ln (P_R)$	-1,6828	0,9424	-0,0897	0,0875	-	0,6970
$\ln (P_A)$	2,9015	-0,2889	0,0389	-	-	0,7382
$\ln (P_T)$	2,6286	0,0553	-	0,0121	-	0,4854
$\ln (P_U)$	27,072	-2,2551	0,3356	-	-	-

Продолжение таблицы 2

Зависимые переменные	Константы и независимые переменные				R ²	SE
	$a_6(\ln M)^2$	$a_7 \ln (Zon)$	$a_8(\ln Zon)^2$	$a_9 \ln (ICKh)$		
$\ln (N)$	-	0,7326	-0,9818	0,6250	0,579	0,70
$\ln (M)$	-	2,1820	-0,9872	-0,2745	0,533	0,65
$\ln (P_S)$	-	-0,3865	0,2125	-0,4319	0,967	0,17
$\ln (P_B)$	-	-1,5355	0,9599	-0,9209	0,648	0,40
$\ln (P_F)$	-0,0464	-1,0286	0,6861	0,0352	0,475	0,36
$\ln (P_R)$	-	0,9222	-0,3816	-0,3987	0,817	0,34
$\ln (P_A)$	0,0128	-0,5340	0,3210	-0,4101	0,951	0,18
$\ln (P_T)$	0,0369	0,1586	-	-0,3988	0,949	0,17
$\ln (P_U)$	-	0,4498	-	-5,1966	0,169	0,90

Аналогичным образом пробные площади с 920 определениями ЧПП и фитомассы позиционированы по зональным поясам и индексам континентальности и рассчитаны регрессионные уравнения:

$$\ln Zi = f(A, N, Pi, Zon, ICKh), \quad (2)$$

где Zi – ЧПП i -й фракции (Z_S , Z_B , Z_F , Z_R , Z_A , Z_T и Z_U , соответственно: стволов, ветвей (скелета кроны), хвои, корней, надземной, общей и нижнего яруса) сосновых насаждений, т/га в год.

Тогда совмещённая система уравнений имеет вид:

$$N=f(A, Zon, ICKh) \rightarrow M=f(A, N, Zon, ICKh) \rightarrow Pi=f(A, N, M, Zon, ICKh) \rightarrow \ln Zi = f(A, N, Pi, Zon, ICKh). \quad (3)$$

Посредством регрессионного анализа получена характеристика системы уравнений (2), приведенная в табл. 3. Система уравнений (3) протабулирована в последовательности, показанной стрелками, по задаваемым значениям возраста в диапазоне от 20 до 200 лет. Поскольку УдЧПП представляет частное от деления ЧПП на фитомассу насаждения, для построения графиков трансконтинентальных зависимостей УдЧПП от климатических факторов в данном случае нет необходимости специально рассчитывать уравнения для последней.

Таблица 3

Характеристика уравнений (2) для сосновых насаждений Евразии

Зависимые переменные	Константы и независимые переменные							
	a_0	$a_1 (\ln A)$	$a_2 (\ln N)$	$a_3 (\ln P_S)$	$a_4 (\ln P_B)$	$a_5 (\ln P_F)$	$a_6 (\ln P_R)$	$a_7 (\ln P_A)$
$\ln (Z_S)$	4,5400	-0,9516	-	0,7770	-	-	-	-
$\ln (Z_B)$	7,8504	-0,7609	0,1070	-	0,9659	-	-	-
$\ln (Z_F)$	4,2874	-0,2005	-0,0623	-	-	0,9364	-	-
$\ln (Z_R)$	-0,2310	-1,0229	0,0632	-	-	-	1,0591	-
$\ln (Z_A)$	4,5747	-0,7280	0,0254	-	-	-	-	0,7564
$\ln (Z_T)$	-0,4072	-0,6681	0,1022	-	-	-	-	-
$\ln (Z_U)$	-12,130	-0,1605	-0,0671	-	-	-	-	-

Продолжение таблицы 3

	$a_8(\ln P_T)$	$a_9(\ln P_U)$	$a_{10}(\ln Zon)$	$a_{11}(\ln Zon)^2$	$a_{12}(\ln ICKh)$	R^2	SE
$\ln(Z_S)$	-	-	0,8863	-0,2197	-0,8841	0,748	0,37
$\ln(Z_B)$	-	-	1,3824	-0,9099	-1,7834	0,735	0,43
$\ln(Z_F)$	-	-	0,4893	-	-1,1184	0,774	0,30
$\ln(Z_R)$	-	-	1,9949	-0,9282	-	0,737	0,48
$\ln(Z_A)$	-	-	0,4925	-	0,8962	0,805	0,28
$\ln(Z_T)$	0,8453	-	1,3073	-0,3757	-	0,822	0,29
$\ln(Z_U)$	-	0,8905	-0,6566	0,5901	2,6349	0,778	0,47

Закономерности изменения УдЧПП мы получили путем деления расчетных значений ЧПП на соответствующие значения фитомассы, полученные в результате табулирования уравнений. Их графическая интерпретация для некоторых фракций фитомассы приведена на рис. 4-6.

Судя по рис. 4, закономерности изменения надземной и подземной УдЧПП сосняков по градиенту континентальности имеют противоположный характер: увеличение названного показателя для корней и снижение для надземных фракций и общей УдЧПП. Если сопоставить графики на рис. 4 и приведённые в статье для елово-пихтовых лесов (Usoltsev et al., 2014), то оказывается, что закономерности изменения УдЧПП сосняков и елово-пихтарников по большинству фракций имеют противоположный характер.

В направлении с севера на юг УдЧПП надземной фитомассы в сосняках увеличивается (см. рис. 5), а в елово-пихтарниках (Usoltsev et al., 2014) и березняках (Норицина, 2009) снижается. Между елово-пихтарниками и сосняками имеются также существенные различия в изменении УдЧПП хвои и корней.

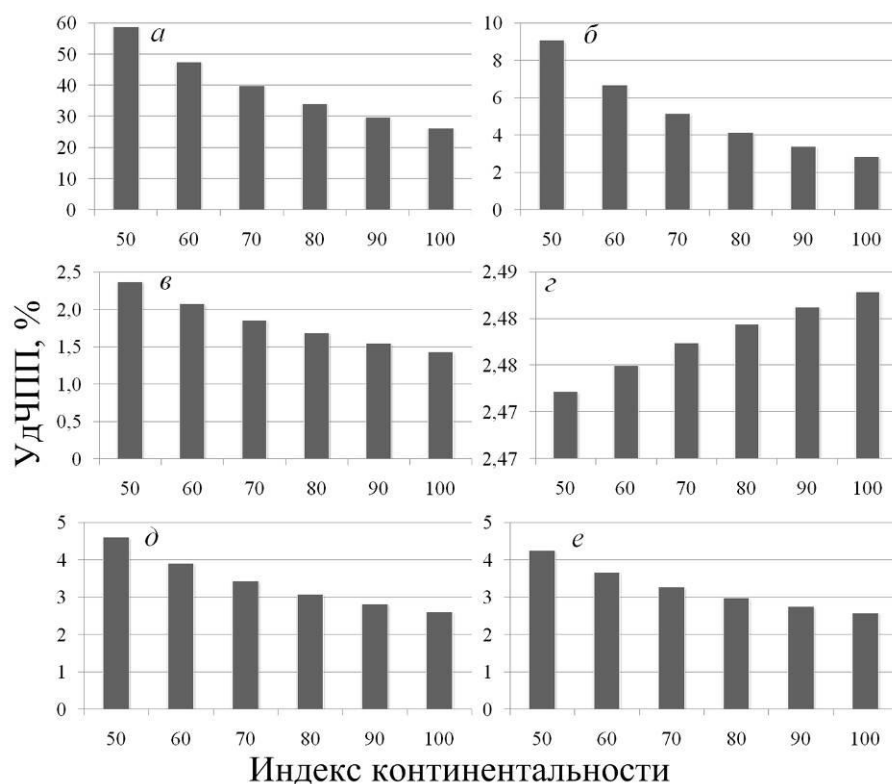


Рис. 4. Изменение расчетных показателей УдЧПП двухвойных сосен, %: хвои (а), ветвей (б), стволов (в), корней (г), надземной (д) и общей (е) в возрасте 100 лет в связи с индексом континентальности, по С.П. Хромову, в южном умеренном климатическом поясе.

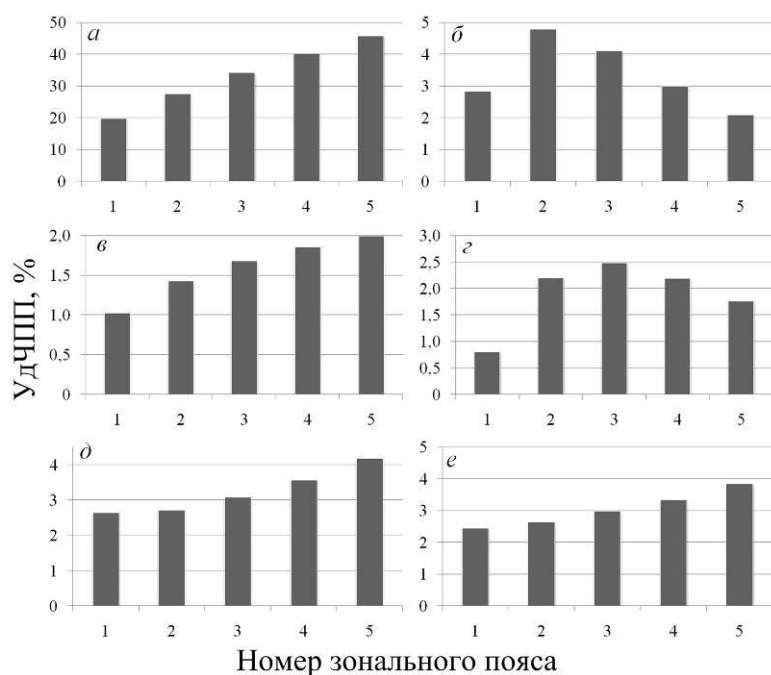


Рис. 5. Изменение расчетных показателей УдЧПП двухвойных сосен, %: хвои (а), ветвей (б), стволов (в), корней (г), надземной (д) и общей (е) в возрасте 100 лет по зональным поясам при индексе континентальности климата по С.П. Хромову, равном 80%.

В направлении с севера на юг (от 1-го к 5-му зональному поясу) происходит увеличение УдЧПП как нижнего яруса (см. рис. 6а), так и надземной и общей УдЧПП основного яруса (см. рис. 5д,е). Но по градиенту континентальности законо-

мерности противоположные: увеличение УдЧПП нижнего яруса (см. рис. 6б) и снижение надземной и общей УдЧПП основного яруса (см. рис. 4д,е).

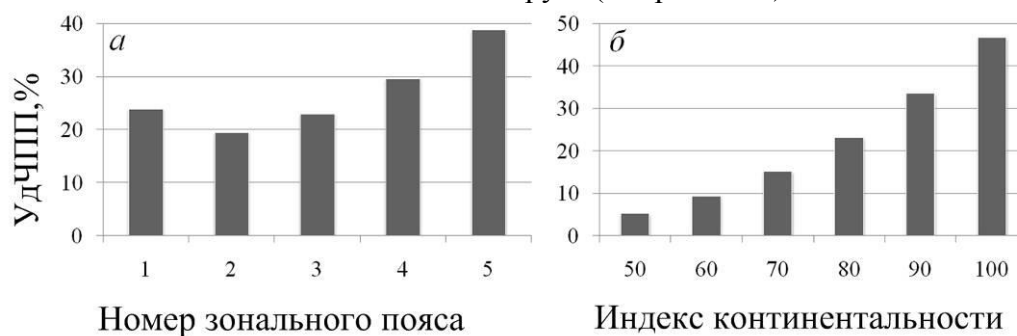


Рис. 6. Связь расчетных показателей УдЧПП нижнего яруса в возрасте сосняков 100 лет с их зональной принадлежностью при индексе континентальности климата, равном 80% (а) и с индексом континентальности, по С.П. Хромову, в южном умеренном климатическом поясе (б).

Мы имеем существенные противоречия при интерпретации географии УдЧПП разных древесных пород. Географически упорядоченные трансконтинентальные тренды исследуемых показателей УдЧПП существуют, и они видоспецифичны. Это находится в противоречии с выводом И.В. Паламарчук (2013), согласно которому относительные показатели фитомассы древостоев «не зависят от географических регионов» (с. 23).

Показатель УдЧПП, как было упомянуто выше, представляет важную характеристику функционирования лесных экосистем как количественное выражение скорости обновления органического вещества фитомассы (Базилевич и др., 1986). УдЧПП показывает удельную скорость процесса: как быстро «работает» или «превращается» один грамм вещества (Keeling, Phillips, 2007; Базилевич, Титлянова, 2008). Но может ли идти названный процесс у разных древесных пород (с одной стороны, сосняки, а с другой — елово-пихтарники и березняки) в противоположных направлениях по одному и тому же климатическому градиенту? Чем вызвано это различие, биологией пород или климатическими факторами, объяснить пока невозможно.

Выше отмечалось, что УдЧПП означает «скорость превращения органического вещества» или, в других терминах, интенсивность круговорота веществ (элементов питания). Но насколько это правомерно, если учесть, что УдЧПП рассчитывается как отношение ЧПП к наличной фитомассе без учета ее отпада и опада? Возможно, это определение в большей мере соответствовало бы действительности, если вместо наличного запаса фитомассы в формулу УдЧПП включать производительность фитомассы, т.е. наличную фитомассу плюс весь ее отпад и опад на тот или иной момент времени.

Таким образом, на основе сформированной базы данных ЧПП и фитомассы сосновых насаждений Евразии на территории от Западной Европы до Японии и Китая установлены статистически значимые трансконтинентальные изменения УдЧПП всех фракций фитомассы основного и нижнего яруса сосняков. Сосняки Евразии имеют существенные региональные различия значений УдЧПП в трансконтинентальных градиентах, которые в значительной степени определяются особенностями климата. Однако между древесными породами имеются существенные различия в трендах, которые пока не поддаются какому-либо объяснению.

Полученные результаты могут быть полезны при оценке приходной части углеродного цикла в сосновых насаждениях, что важно в проведении мероприятий по стабилизации климата, а также при валидации результатов имитационных экспериментов по оценке углерододепонирующей способности лесов.

Список использованной литературы

- Алисов Б.П., Полтараус Б.В. Климатология. М.: Изд-во МГУ, 1974. 300 с.
- Базилевич Н.И., Гребеничиков О.С., Тишков А.А. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. М.: Наука, 1986. 297 с.
- Базилевич Н.И., Титлянова А.А. Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. - Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. - 381 с.
- Гульбе Я.И., Гульбе Т.А., Гульбе А.Я., Ермолова Л.С. Удельная продуктивность фитомассы древостоев основных лесообразующих пород // Лесные экосистемы в условиях изменения климата: биологическая продуктивность, мониторинг и адаптационные технологии. Материалы международной конференции. Йошкар-Ола: МарГТУ, 2010. С. 197-200.
- Норицина Ю.В. Биологическая продуктивность березы в связи с происхождением и географией насаждений: Автореф. дис. ...канд. с.-х. наук. 06.03.02. - Екатеринбург: УГЛТУ, 2009. - 23 с.
- Паламарчук И.В. Закономерности роста и накопления фитомассы естественных сосняков (на примере Северной Евразии): Автореф. дис. ...канд. биол. наук. 03.02.01. Оренбург: ОГПУ, 2013. 24 с.
- Хромов С.П. К вопросу о континентальности климата // Известия Всесоюзного географического общества. 1957. № 3. С. 221-225.
- Keeling H.C., Phillips O.L. The global relationship between forest productivity and biomass // Global Ecology and Biogeography. 2007. Vol. 16. P. 618-631.
- Usoltsev V.A., Chasovskikh V.P., Noritsina Yu.V. Produzione primaria specifico alberi Spruce-abete dell'Eurasia: elementi di geografia (Specific net primary production of spruce-fir forests of Eurasia: Elements of geography) // Italian Science Review. 2014. No. 11(20). P. 145-149 (итал.) (<http://www.ias-journal.org/archive/2014/november/Usoltsev.pdf>).

Рецензент статьи: доктор биологических наук, профессор, ведущий научный сотрудник Ботанического сада УрО РАН Е.В. Колтунов.